Über die Entwicklung und die Morphologie von Phyllo glossum Drummondii.

I. Teil: Die vegetativen Organe

von

F. O. Bower.

Auszug aus dem englischen Original (Transact. Roy. Soc. London 1885, p. 665—678, t. 71—73)

von

Dr. S. Schoenland.

(Mit 1 Holzschnitt.)

In einigen einleitenden Worten weist Verf. auf das Interesse hin, welches neuerdings die *Lycopodiaceen* durch die Arbeiten von Bruchmann, Treub und Graf Solms-Laubach wieder auf sich gezogen haben und erwähnt, dass es schon lange sein Wunsch gewesen sei, die weniger bekannten Glieder der *Lycopodiaceen* und besonders *Phylloglossum* einer Untersuchung zu unterziehen. Dieser Wunsch wurde dadurch seiner Erfüllung nahe gebracht, dass er durch Vermittlung der Direktion des bot. Gartens in Kew von Baron Ferd. v. Müller in Melbourne lebende Knollen von *Phylloglossum Drummondii* und ausgewachsene Pflanzen in Spiritus erhielt. Erstere wurden in Kew zum Austreiben gebracht und die so erhaltenen Pflanzen trugen beim Niederschreiben der vorliegenden Arbeit schon unreife Sporangien. Aus verschiedenen Gründen sah sich Verf. veranlasst, seine bisher an den vegetativen Organen gewonnenen Resultate zu veröffentlichen, ohne die Entwicklung der reproduktiven Organe abzuwarten. Letztere wird künftig in einem zweiten Teile beschrieben werden. Für denselben hebt er sich auch allgemeine Diskussionen und Besprechung der bisher erschienenen, auf den Gegenstand bezüglichen Litteratur auf. Im Folgenden sind daher im wesentlichen nur Thatsachen, die bisher sich ergeben haben, niedergelegt.

Struktur der Knolle während der Ruheperiode. — Die von Süd-Australien gesandten Knollen waren in einer Ruheperiode begriffen.

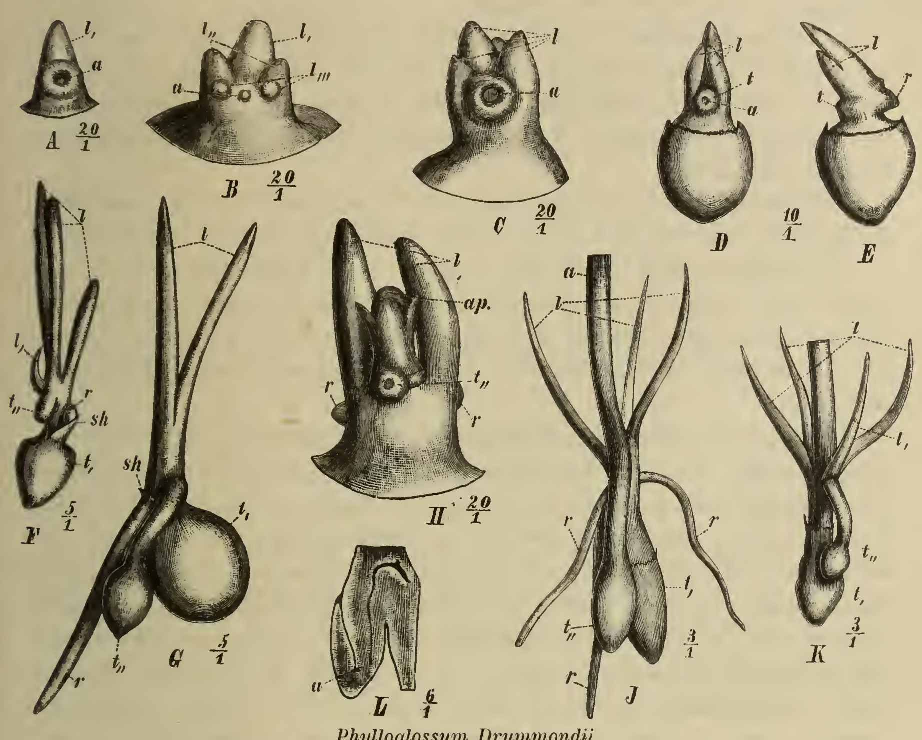
Die oberen Teile der Pflanzen, welche sie produzirt hatten, waren abgestorben. Allem Anscheine nach hatte jede Pflanze nur Eine Knolle hervorgebracht.

Während der Ruheperiode stellt die Knolle eine eiförmige solide Gewebemasse dar, die an ihrem oberen Ende einen Stiel trägt, durch welchen sie mit der Mutterpflanze verbunden war. Dieser Stiel ist nahe der Knolle hohl und schließt den organischen Gipfel der Knolle ein, der somit anscheinend endogenen Ursprungs ist. Ein Querschnitt durch den Stiel zeigt, dass er hauptsächlich aus dünnwandigem Parenchym besteht. An einer Stelle sind die Zellen kleiner und zeigen zuweilen gar keine Intercellularräume; häufig jedoch schließen sie (besonders nahe der Mutterpflanze und nahe der Knolle) eine Höhlung ein. An der in Rede stehenden Stelle liegt der ursprüngliche Kanal, der den Apex der Knolle mit der äußeren Luft verband. Wie später gezeigt werden soll, wird dieser Kanal im Laufe der Entwicklung verschlossen, nachdem der Apex der Knolle exogen entstanden ist. Ein schwacher Gefäßbündelstrang, der sich nach der Knolle zu verbreitert, durchzieht den Stiel, tritt jedoch nicht in die Knolle ein. Der Stiel ist von einer Epidermis bedeckt, deren Zellen eigentümlich verdickte, getüpfelte nicht verholzte radiale Wände besitzen und die sich kontinuirlich um die Knolle herum fortsetzt und dort ähnliche Beschaffenheit zeigt. Spaltöffnungen wurden, wie erwartet, auf der Knolle nicht gefunden. Einige oberflächliche Zellen der Knolle wachsen zu Wurzelhaaren aus, die zuweilen durch eine Zellwand abgeschnitten werden. Sonst zeigt die Knolle weder im ausgewachsenen Zustande, noch im Laufe ihrer Entwicklung irgend welche Charaktere, die einer Wurzel eigentümlich sind. Die reife Knolle besteht aus einer centralen Masse von dünnwandigem Parenchym mit Intercellularräumen. Die Zellen sind mit Reservematerialien (Protoplasma, Stärke und Öl) angefüllt. Die nach außen liegenden Zellschichten haben wenig oder gar keinen Inhalt und sind häufig zusammengepresst. Ein medianer Längsschnitt durch den Apex der Knolle zeigt von den jüngsten bis zu den ältesten Stadien die bekannte ⊥ Teilung[1]. Eine keilförmige Zelle ist am Apex niemals beobachtet worden. In einem Falle zeigte eine Oberflächenansicht 4 Zellen, die möglicherweise die Initialen der Knolle darstellten. Das apicale Meristem der Pflanze zeigt jedoch nicht immer gleiche Struktur. Vor der Keimung zeigt die Knolle keinerlei Anhangsorgane; ihr Apex ist breit, schwach kegelförmig und ganz glatt.

Austreiben der Knolle. Die ersten jungen Pflanzen erschienen einen Monat, nachdem die Kultur der Knollen in die Hand genommen war. Die Knollen waren von sehr verschiedener Größe, und die Zahl der von ihnen hervorgebrachten Organe hängt in hohem Maße von der Größe der Knolle ab. Ist dieselbe gering, so werden Laubblätter, eine oder mehrere

1) O. Prantl, Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen I, p. 4.

Wurzeln und eine neue Knolle gebildet; die Zahl der Blätter hängt ebenfalls von der Größe der Knolle ab. Ist die Knolle verhältnismäßig groß, so werden Sporangien produzirt, deren Stellung und Anordnung schon von Andern beschrieben sind; daneben entstehen auch Laubblätter, eine oder mehrere Wurzeln und eine neue Knolle. Die beiden so gegebenen



Phylloglossum Drummondii.

A. [Fig. 8 des Originals.] Apex einer sehr kleinen Knolle nach 15tägiger Keimung. $l,$ = das erste und in diesem Falle einzige Blatt, a = Apex der neuen Knolle (+ 20). — *B*. [13]. Apex einer starken Knolle, die ein erstes Blatt ($l,$) und darauf successiv 2 Blattpaare gebildet hat ($l,,$ $l,,,$); a wie in Fig. 1 (+ 20). — *C*. [14]. Apex einer starken Knolle nach 13 tägiger Keimung, l = 4 Blätter, a wie in Fig. 1 (+ 20). — *D*. [16]. Ansicht einer Pflanze von vorne nach 20 tägiger Keimung; *E*. Seitenansicht derselben. r = Wurzel (+ 10). — *F*. [18]. Eine Pflanze nach 3 monatlicher Keimung. l = gewöhnliche Blätter; $l,$ = letztgebildetes kleineres Blatt; $t,$ = alte Knolle; $t,,$ = neue Knolle; r = Wurzel; *sh* = Scheide (durch Auseinanderweichen des Stieles beim Keimen gebildet. Ref.) (etwa + 5.) — *G*. [20]. Eine Pflanze nach $3^1/_2$ monatlicher Keimung. l = 2 Blätter, die in diesem Falle zusammengewachsen sind. Sonstige Bezeichnung wie in Fig. 5. (etwa + 5.) — Alle bisherigen Figuren stellen Pflanzen dar, welche bei weiterem Wachstum keine Sporangien produziren werden. — *H* [24[. Junge Pflanze, die Blätter (l), sporangientragende Axe, eine neue Knolle ($t,,$) und zwei Wurzeln (r) zeigt. (+ 20.) — *J*. [26]. Reife Pflanze, die die Anordnung der einzelnen Organe zeigt, l = Blätter; r = Wurzeln; $t,$ = alte Knolle; $t,,$ = neue Knolle; a = Sporangientragende Axe. — *K*. [27]. Reife Pflanze mit ähnlichen Teilen nur noch mit einem überzähligen kleineren Blatt (l) [vgl. Fig. 5]. — *L*. [31]. Längsschnitt durch eine junge Knolle in schon ziemlich vorgeschrittenem Stadium. Der Kanal, der zum Apex führte, ist schon geschlossen und die Knolle umgekehrt (+ 20).

Fälle werden in Folgendem getrennt behandelt werden; es ist jedoch nicht außer Acht zu lassen, dass der Ausgangspunkt beide Male, soweit es sich übersehen lässt, genau derselbe ist, falls man von der Größe der Knolle absieht. Soweit die Beobachtung reicht, bietet die Struktur des Apex der Knolle absolut keinen Anhaltspunkt, ob letztere Sporangien oder bloß vegetative Organe hervorbringt.

Ehe das Austreiben der Knolle näher beschrieben wird, möge kurz das Resultat dieses Processes, wie es reife Pflanzen zeigen, angedeutet werden. Dem Verf. standen 22 Exemplare in Spiritus zur Verfügung; davon trugen 17 Sporangien, 5 nur vegetative Organe. Dieselben erlaubten folgende Schlüsse:

A) Pflanzen mit Sporangien haben 3—6 Laubblätter, 1—3 (gewöhnlich 3) Wurzeln. Sie tragen 2 Knollen, die vorjährige und die neugebildete.

B) Pflanzen ohne Sporangien haben 4—7 Laubblätter, 1—2 (gewöhnlich 1) Wurzeln. Knollen wie bei A. — Es sei ausdrücklich betont, dass niemals mehr wie 2 Knollen, eine alte und eine neue gefunden wurden; eine Vermehrung von Individuen kann also durch die Knollen allein nicht stattfinden.

Nehmen wir zuerst den einfacheren Fall, in dem keine Sporangien gebildet werden, so ist die Entwicklung der Pflanze aus der Knolle folgende: Der konische Apex verlängert sich und ein massiver, abgerundeter, nicht immer deutlich lateraler Auswuchs erscheint auf ihm; aus diesem entwickelt sich das erste Blatt. Eine bestimmte Beziehung seiner Lage zur Mutterpflanze konnte, soweit überhaupt ein Urteil über diesen Punkt möglich war, nicht festgestellt werden. Da, wie später gezeigt werden soll, die später gebildeten Organe eine mehr oder weniger klar definirte Lage in Beziehung auf dieses erste Blatt haben, so kann geschlossen werden, dass die junge aus der Knolle entstehende Pflanze sich, soweit die Lage ihrer Organe in Betracht kommt, unabhängig von der Mutterpflanze entwickelt. Wird, wie bei manchen kleinen Knollen, nur ein Blatt gebildet, so erscheint dieses als das hervorragendste Glied der Pflanze; in solchem Falle kommt dieses dann genau terminal zu stehen (Fig. A [8])[1]; eine Vergleichung mit den andern Fällen lässt jedoch auch hier die theoretische Annahme einer lateralen Entstehung zu.

Zuweilen werden zuerst 2 (auch späterhin gleiche) Blätter simultan angelegt; meist wird jedoch nur ein einziges zuerst gebildet. Nach ihm treten dann seitlich 2 gleiche Blätter auf (Fig. B [13] *l* II), denen meist noch ein drittes Blattpaar folgt (Fig. B [13] *l* III); allein auch hier können wieder Unregelmäßigkeiten vorkommen. Es ist also keine strikte Konstanz in Zahl und Anordnung der Blätter vorhanden. Da, wo die Anordnung der Blätter und die Ordnung ihres Erscheinens am regelmäßigsten ist, haben

1) Die in [ ] beigefügten Zahlen geben, wie im vorstehenden Holzschnitt, die Originalnummern der Figuren an.

wir es mit einem successiv entstehenden Quirl zu thun (Ähnliches bietet die Bildung der Blüten von *Reseda*, der *Papilionaceen* etc., sowie der Glieder der Blattquirle von *Chara* dar). Jene angedeuteten Unregelmäßigkeiten erhalten dadurch besonderes Interesse, dass bei *Lycopodium* ebenfalls Unregelmäßigkeiten in der Anordnung und Aufeinanderfolge der Blätter vorkommen.

Die Blätter erscheinen zuerst als gerundete Massen von meristematischem Gewebe, in dem eine einzelne Scheitelzelle nicht zu erkennen ist; die oberflächlichen Zellen teilen sich häufig durch pericline Wände, und erst spät tritt eine distinkte Epidermis auf. Bei den keine Sporangien bildenden Pflanzen ist der Apex der Knolle niemals hervorragend. Er wird in vielen Fällen zur Seite geschoben, selbst wenn der Blattquirl am vollständigsten ist, da die zuerst angelegten Blätter am schnellsten wachsen. Um den Apex bildet sich ein Ringwall, der sich bald vergrößert (Fig. C [14]). Daneben vergrößert auch das Gewebe unter ihm sein Volumen, und die ganze Masse bildet so den Anfang der neuen Knolle, deren Apex im beschriebenen Falle also direkt aus dem Apex der Mutterpflanze entsteht. Der Ringwall erhebt sich nun mehr und mehr, während der Kanal, den er so bildet, sich verengt und sich zuletzt fast in seinem ganzen Verlauf schließt, völlig wie in (Fig. L [31]). Noch bevor der Apex ganz und gar eingeschlossen wird, lokalisirt sich das Wachstum in den tiefer liegenden Gewebeschichten in eigentümlicher Weise; die neue Knolle wird dadurch von der Mutterpflanze gewissermaßen abgehoben, und da zugleich das Wachstum auf der unteren Seite stärker ist, wie auf der oberen, so wird ihr Apex nach der Mutterpflanze zu herumgedreht (wie in Fig. K [31]). Erinnert man sich nun an das über die reife Knolle Gesagte, so ist die weitere Entwicklung selbstverständlich (vgl. auch die Bildung der Knollen von gewissen *Orchideen* [1]).

Oberhalb der neuen Knolle ist zuweilen ein kleines spät entstehendes Blatt vorhanden, das auch von Anderen schon beobachtet worden ist (Fig. 5 [18]). Während die neue Knolle sich entwickelt, macht sich auf der entgegengesetzten Seite der Pflanze unterhalb der Insertion des ersten Blattes ein Auswuchs bemerkbar (v. in Fig. E; F; G [16B; 18; 20]). Dieser bildet die erste Wurzel. In einem Falle traten an seiner Stelle 2 gleiche Auswüchse auf. Es ist also hier eine ähnliche Variation wie bei den Blättern vorhanden.

Bei Pflanzen, die Sporangien entwickeln, ist die Bildung der Blätter wie oben beschrieben; nur ist ihre Zahl gewöhnlich kleiner als bei denen, die nur vegetative Organe bilden. Bei den ersteren bleibt der Apex stets konvex, wächst aufrecht und producirt Blätter, die wie die Laubblätter entstehen, aber klein bleiben, und schließlich streckt sich die sie tragende

1) Irmisch, Biologie und Morphologie der *Orchideen*, Leipzig 1853.

Axe unter der Insertion des niedrigsten (Fig. H [24]). Den vorhandenen Angaben über ihre Anordnung hat Verf. Nichts hinzuzufügen.

Wie sich nach dem Gesagten von selbst versteht, kann der Apex der Pflanze in diesem 2. Falle nicht der Ausgangspunkt der neuen Knolle sein. Wie Fig. H [24] zeigt, entsteht an der Basis der die kleinen Blätter tragenden Axe ein Ringwall, der die Bildung der neuen Knolle in ähnlicher Weise einleitet, wie es der in Fig. C [14] dargestellte Ringwall thut; die neue Knolle hat hier eine adventive (und exogene) Entstehung. Sie hat keine konstante Beziehung in ihrer Lage zu den Blättern; gelegentlich findet sich auch hier gerade über ihr ein kleines überzähliges Blatt (Fig. K [27]). Die weitere Entwicklung der Knolle geschieht wie oben dargestellt wurde. Die Bildung der Wurzeln ist wie in dem andern Falle.

Die Wurzeln entstehen exogen. Im Anfang haben sie kein klar markirtes Dermatogen. Erst spät bildet sich eine Wurzelhaube aus den oberflächlichen Zellen, die auch äußerlich als Excrescenz auf dem Apex der Wurzel zu erkennen ist. Interessant ist der Hinweis, dass sich unter den Pflanzen mit exogen entstehender Wurzel *Isoëtes* befindet[1]). Die ausgewachsenen Blätter von *Phylloglossum* sind fast cylindrisch. Ein Querschnitt zeigt eine mehr oder weniger regelmäßige Epidermis mit zahlreichen allseitig verteilten, einfachen Spaltöffnungen, ferner ein Mesophyll, dessen äußere Zellen radial gestreckt sind, während die innern auf dem Querschnitt mehr oder weniger rund erscheinen, mit zahlreichen großen Intercellularräumen in beiden Schichten und schließlich ein centrales, einfaches Gefäßbündel, das eigentlich nur aus 4 oder 5 eng aneinander schließenden Xylemelementen besteht, während Phloëm und Scheide fehlen. Das Phloëm wird übrigens jedenfalls in morphologischer und wohl auch physiologischer Hinsicht von dem innersten Teile des Mesophylls ersetzt. Die Zellen desselben sind verlängert und zugespitzt, und an ihren schiefen terminalen Enden mit flachen Tüpfeln versehen. Im Parenchym der Blattbasis sind die Intercellularräume besonders groß. In dieselben ragen von den angrenzenden Zellwänden ähnliche pflockartige Auswüchse, wie sie von der Blattbasis mancher Farne bekannt sind. Verf. befindet sich in Verlegenheit zu sagen, woraus sie bestehen. Bestimmt ist ihre Substanz nicht gewöhnliche und wahrscheinlich auch nicht schwach cuticularisirte Cellulose.

Die Anatomie der die Sporangien producirenden Axe ist im Großen und Ganzen ähnlich wie die der Blätter. Nur sind hier die Xylemelemente zahlreicher und schließen Intercellularräume ein. Ein Querschnitt der Wurzel zeigt ähnliche Verhältnisse, wie die einfacher gebauten Wurzeln von *Lycopodien*. Eine klar differenzirte Epidermis ist nicht vorhanden. Die Zellen der oberflächlichen Schicht wachsen zu einfachen Wurzelhaaren aus. Eine breite, mit großen Intercellularräumen durchsetzte Rinde wird nach innen

1) Sadebeck, Gefäßkryptogamen, p. 229.

durch die Gefäßbündelscheide begrenzt, die wie bei *Lycopodium* nicht eine einzelne Zellschicht, sondern ein unregelmäßiges Zellband mit verkorkten Wänden darstellt. Daran schließt sich ein unregelmäßiges Band von Zellen mit Cellulosewänden, die vielleicht das Pericambium repräsentiren und zuletzt je eine Gruppe von Xylem- und Phloëmelementen. Verzweigung der Wurzeln ist nicht beobachtet worden.

Die Anordnung des Gefäßbündelsystems variirt beträchtlich. Die Unregelmäßigkeiten stehen jedoch in enger Beziehung zu den Variationen in der Anordnung der Organe, deren oben Erwähnung gethan ist.

Schlussbemerkungen. Verf. bemerkt zuletzt, dass sich unwillkürlich Jedem, der mit Treub's Arbeit[1]) über *Lycopodium* bekannt ist, ein Vergleich der ersten Stadien der Entwicklung des Sporophors von *Lycopodium* und dem Austreiben der Knollen von *Phylloglossum* aufdrängt, da sie in gewissen Punkten mit einander ganz außerordentlich übereinstimmen. Vergleicht man ein junges Exemplar von *Phylloglossum* mit der jungen Pflanze von *Lyc. cernuum*, welche Treub (l. c. Fig. 1, Pl. XVI) abgebildet hat, so findet man bei der letzteren an der Basis eine parenchymatische Knolle (tubercule embryonnaire Treub), die in Lage und Struktur, wenn auch nicht in Größe der Knolle von *Phylloglossum* entspricht. In beiden Fällen besteht die Knolle durchaus nur aus parenchymatischem Gewebe, und bei beiden können die oberflächlichen Zellen sich zu Wurzelhaaren entwickeln. Auf der erwähnten Figur sind 3 Blätter dargestellt, die in Form und Stellung den Blättern einfacherer Pflanzen von *Phylloglossum* ähneln. *Lycopodium* zeigt in dem abgebildeten Stadium noch keine Wurzeln; auch bei *Phylloglossum* erscheint die erste Wurzel erst nach den Blättern. Der Fuß von *Lycopodium*, der in jener Figur nicht dargestellt ist, fehlt bei *Phylloglossum*; physiologisch, wenn nicht auch morphologisch wird er durch den Stiel der jungen Knolle repräsentirt. Der Hauptunterschied der beiden Pflanzen liegt in der relativen Größe der Knollen. Bei *Phylloglossum* geht die Entwicklung der Knolle und die Ablagerung von Nährmaterialien der Entwicklung der neuen Organe am Apex voran; bei dem jungen *Lycopodium* wird der Bedarf an Nährmaterialien durch den Fuß aus dem Prothallium gezogen, wenn dies für den jungen Sporophor nötig ist. Verf. fand ferner ähnliche Schwierigkeiten in der Bestimmung des morphologischen Wertes einiger jungen Organe wie Treub bei *Lycopodium* (l. c. p. 130) [Soll z. B. ein Auswuchs, der sich nicht deutlich lateral bildet, wie das erste »Blatt« von *Phylloglossum* als Blatt bezeichnet werden oder nicht?] Ein beträchtlicher Unterschied macht sich anscheinend bei den beiden Pflanzen dadurch geltend, dass bei *Phylloglossum* die Wurzeln deutlich

1) M. Treub, Etudes sur les *Lycopodiacées*. Ann. du Jard. Bot. de Buitenzorg, vol. IV, p. 107—138. (Die neuere Arbeit von Treub über denselben Gegenstand war bei Erscheinen von Bower's Aufsatz noch nicht veröffentlicht. Red.)

exogen, bei *Lycopodium* nach Treub jedoch endogen entstehen. Verf. meint jedoch, dass Treub's Fig. 1 auf Tab. XVII die Möglichkeit einer exogenen Entstehung bei *Lycopodium* nicht ausschließt und dass die Figg. 2, 3, 4 eher auf exogenen als auf endogenen Ursprung der Wurzel hindeuten. Bemerkenswert ist noch, dass die Verbindung der Gefäßbündel der Blätter und Wurzel und ihre Abwesenheit in der Knolle von *Lyc. cernuum* mit der Verteilung der Bündel bei *Phylloglossum* korrespondirt. Eine Vergleichung Beider führt also zu dem Schlusse, dass, vorausgesetzt die sporenerzeugenden Organe von *Phylloglossum* entsprechen im wesentlichen denen von *Lycopodium*, *Phylloglossum* als eine Form betrachtet werden kann, die in ihrer sporentragenden Generation die hauptsächlichsten Eigenschaften des Embryo, sowie sie von *Lyc. cernuum* bekannt sind, behält und wiederholt oder, wie wir kurz sagen können, *Phylloglossum* ist eine permanente embryonale Form eines *Lycopodium*.